©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bemerkungen über die angeblichen *Anchitherium*- und Amphicyonidenfährten aus dem Burdigal von Ipolytarnóc (Ungarn)

Von Erich Thenius, Wien

Mit 1 Textabbildung

(Vorgelegt in der Sitzung am 19. Februar 1948)

Die Wirbeltierfährten des untermiozänen Sandsteins von Ipolytarnóc (Komitat Nógrád) in Ungarn wurden in der Literatur schon mehrfach erwähnt. So berichtet J. Böckh (1900) erstmalig über Säugetier- und Vogelfährten, während L. v. Loczy (1910) den unten zu besprechenden Fährtenabdruck eines riesigen Carnivoren abbildet, ohne jedoch eine Deutung zu geben. 1912 vergleicht K. Lambrecht die Vogelfährten mit denen der Bekassine (*Gallinago gallinago* L.), während Abel (1935) die Säugetierfährten deutet und sie auf einen Proboscidier, zwei Rhinocerotiden, verschiedene Paarhufer, ein dreizehiges Pferd und auf einen Amphicyoniden zurückführt. Die Deutung dieser beiden letzten Tichnogramme veranlaßte mich, zumal sich vorzügliche Abgüsse derselben im Paläontologischen und Paläobiologischen Institut der Universität Wien befinden, zu einer neuerlichen Überprüfung dieses Befundes. Das Ergebnis dieses Vergleiches veröffentliche ich hiemit:

Fährte von *Anchitherium*.

Die Bedeutung dieses Fährtenabdruckes geht schon daraus hervor, daß es sich, wie Abel (l. c., p. 165) bemerkt, um die bisher einzige fossile Fährte eines dreizehigen Pferdes handeln soll, als welches nur *Anchitherium aurelianense* in Frage kommen kann.

An sich ist es auffallend, daß keine weiteren ähnlichen Fährten auf der mindestens 6 m² großen Fährtenplatte vorhanden sind, eine Tatsache, die, wie die Zahl der übrigen Spuren nahelegt, sicher nicht durch die Bodenverhältnisse bedingt ist.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Fährte selbst besteht aus drei sichtlich zusammengehörigen Eindrücken, von denen der größte einen annähernd dreieckigen, mit der Spitze nach vorne gerichteten Umriß besitzt (s. Abb. 143, bei Abel 1935). Hinten (caudal) gegen die beiden folgenden, wohl den Afterzehen entsprechenden Abdrücke, ist derselbe etwas eingedellt, so daß, da median keinerlei Trennungsfurche bzw. -wulst sichtbar ist, der Abdruck von einem einheitlichen Gebilde zu stammen scheint. Die beiden symmetrisch angeordneten, zirka 8—10 mm vom Haupteindruck entfernten Vertiefungen liegen nicht seitlich desselben, sondern hinter ihm. Sie sind weniger stark in den Boden eingesenkt worden (bis 5 mm) als der stellenweise 8—10 mm vertiefte Hauptabdruck und besitzen einen etwas unregelmäßigen, mehr minder gerundeten Umriß, der in keiner Weise der medianen Vertiefung ähnelt.

Soweit die Fährte. Nun müssen wir uns fragen, ob die morphologisch wohl dreizehigen Extremitäten von *Anchitherium* auch funktionell dreizehig waren, d. h. einen dreiteiligen Fährtenabdruck erzeugen konnten, da die Größe, welche bei *Anchitherium aurelianense* bekanntlich ziemlich schwankt, dem nicht widersprechen würde.

Während nach Abel (1927, 1928), Romer (1926) u. a. die Seitenzehen bei *Anchitherium* noch funktionell waren, indem „die Seitenfinger und Seitenzehen mit den Hufen noch den Boden berührt" haben (Abel 1928, p. 69/70), vertritt neuerdings Wehrli (1938, p. 41) den Standpunkt, daß „die Seitenzehen (von *Anchitherium aurelianense*) den Boden weder beim Stehen noch beim Laufen" berührt haben. „Die Seitenzehen des *Anchitherium* waren normalerweise nicht mehr in Funktion, höchstens können sie das Tier vor dem Einsinken in den weichen Boden bewahrt haben." Wehrli (1938) berücksichtigt dabei weder die Hornscheiden noch das bei der Fortbewegung erfolgende Durchbiegen der Extremität.

Ein Vergleich mit rezenten Formen zeigt, daß im Gegensatz zu der Wehrli'schen Ansicht die Seitenzehen des *Anchitherium* selbst bei normalem Schreiten funktionell gewesen sein mußten. So reichen bei *Sus scrofa* die seitlichen Zehenstrahlen mit der Hufphalange bis zum distalen Ende der Phal. I. der Hauptstrahlen, während bei *Anchitherium aurelianense* erstere das distale Ende der Phal. II. erreichen. Bekanntlich zeichnen sich beim Schwein die Seitenzehen selbst bei normaler Fortbewegung in der Fährte ab. Bei Tapir (*Tapirus indicus*) und Rhinozeros (*Dicerorhinus sumatrensis*), deren Seitenzehen dieselbe Länge besitzen, zeichnen sie sich naturgemäß noch deutlicher ab (vgl. Abb. 99 und 100 bei

Flower 1888). Selbst unter Berücksichtigung der verschieden starken Durchstreckung der Mittelzehe müssen die seitlichen Zehen zum Abdruck gekommen sein, so daß die Fährte eines *Anchitheriums* dreizehig gewesen sein mußte. Damit ist freilich der Beweis, in der Fährte von Ipolytarnóc eine *Anchitherium*fährte zu sehen, nicht erbracht.

Wie erwähnt, ist der „Hauptabdruck" vorne zugespitzt, eine für einen Pferdehuf ungewöhnliche Erscheinung. Wie wir wissen, weichen die Mittelhufphalangen des miozänen Waldpferdes nicht wesentlich von denen der heutigen Pferde ab (s. Kovalevsky 1873), so daß dasselbe auch für die Hornbekleidung anzunehmen ist. Spricht schon dieser Umstand gegen eine Deutung als Pferdefährte, so schließen Lage und Form der seitlichen Eindrücke *Anchitherium* als Erzeuger dieser Fährte völlig aus. Die Afterzehen liegen bei dieser Art nicht, wie bei den Cerviden, hinter den Hauptzehen, sondern seitlich, wie bei *Sus, Tapirus* u. a. Formen, deren Seitenzehen noch nicht in dem Maße wie bei den Hirschen reduziert sind. Aber nicht nur der Lage nach bestehen Unterschiede, auch zeigt der Bau der seitlichen Strahlen, speziell deren Hufphalangen, wesentliche Abweichungen von solchen bei *Sus* oder *Cervus,* so daß auch der Abdruck der seitlichen Zehen ein von den Afterzehen bei *Cervus* oder *Sus* wesentlich abweichendes Bild geboten haben mußte. Da die Hufphalangen weit mehr an den *Tapir* erinnern, werden wir für *Anchitherium* mehr tapirartige als schweine- oder hirschähnlich gestaltete Hornbekleidungen anzunehmen haben.

Demnach kann die von Abel einem dreizehigen Equiden aus der Gruppe des *Anchitherium* zugeschriebene Fährte von Ipolytarnóc nicht als solche betrachtet werden.

M. E. rührt dieser Abdruck von einem Cerviden her, dessen mittlere Hufe stark gezwängt waren, wodurch der einheitliche „Hauptabdruck" zustande gekommen ist. Bloß die erwähnte Eindellung am Hinterende läßt auf zwei getrennte Sohlenballen schließen. Keinesfalls kann die Fährte auf einen Suiden bezogen werden, da bei diesen, wie schon betont, die Afterzehen stets seitlich der Hauptzehen gelagert sind.

Fährte eines Amphicyoniden (Abb. 1a).

Als weitaus interessanteres Stück darf ohne Zweifel der Fährtenabdruck eines riesigen Carnivoren betrachtet werden, der, wie mir scheint, bisher nicht seine richtige Deutung erfahren hat (s. Abel 1935, Abb. 144).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Fährte zeigt fünf in einem flachen Bogen angeordnete, von links nach rechts immer tiefer werdende Eindrücke, welche eine wesentlich seichtere, anscheinend zweiteilige Eindellung halbkreisförmig umgeben.

Durch Anordnung und Stärke der den Zehenballen entsprechenden Vertiefungen erweist sich die Fährte, wie bereits Abel richtig erkannt hatte, als vom rechten Vorderfuß, vorausgesetzt, daß die für rezente Carnivoren typischen Verhältnisse auch auf die fossile Form zutreffen, indem der Vorderfuß in der Regel etwas breiter ist als der hintere und lateral abgerollt wird.

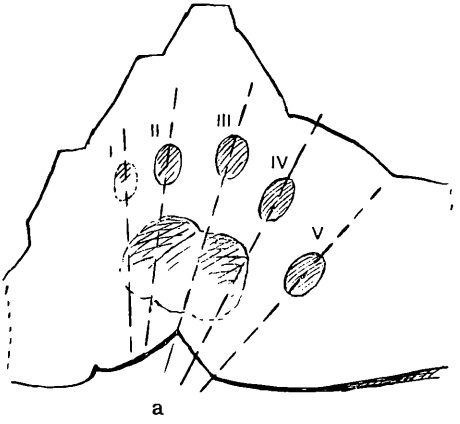

Abb. 1a. Fährte von *Hyaenaelurus* sp., rechter Vorderfuß. Zeigt den typisch mesaxonen Bau der Extremität und nur schwach gespreizte Zehenstellung. Burdigaler Sandstein von Ipolytarnóc (Ungarn). (Zirka $^1/_6$ nat. Gr.)

Abb. 1b. Fährte von *Panthera tigris* (L.), rechter Vorderfuß. Rezent. Beachte die deutliche Paraxonie und starke Spreizung derZ ehen. ($^1/_5$ nat. Gr.)

Von den fünf im Halbkreis angeordneten Einzelabdrücken, ist der innerste, d. h. der erste von links, am schwächsten, der vierte und fünfte am deutlichsten abgeprägt. Stellung der einzelnen Abdrücke zueinander und zur zentralen Vertiefung läßt den eher mesaxonen als paraxonen Charakter der Extremität erkennen, indem die Hauptachse des Fußes nicht zwischen drittem und viertem, sondern durch den dritten Strahl verläuft (Abb. 1 a). Während bei rezenten Carnivoren, speziell den Feliden, die Paraxonie

im Hinterfuß stets deutlich ausgeprägt ist, kann man bei der vorderen Extremität oft im Zweifel sein, ob die Symmetrieebene zwischen drittem und viertem Strahl oder durch den vierten verläuft (Abb. 1 b). Nie aber geht diese durch den dritten[1].

Als wohl bemerkenswerteste Tatsache muß das völlige Fehlen von Kralleneindrücken betrachtet werden, welches der Fährte einen ausgesprochen felinoiden Charakter verleiht, der gleichzeitig noch durch den digitigraden Habitus, welchen die Extremität einst besessen haben muß, verstärkt wird.

Der völlige Mangel an Kralleneindrücken scheint mir wohl mit Sicherheit darauf hinzudeuten, daß diese Form bereits retraktile Krallen besessen hat, was, wie unten noch erörtert werden soll, bei dieser geologisch alten Form von besonderem Interesse ist. Eine derartige Fähigkeit kommt unter den heutigen Carnivoren bloß den Feliden zu und fehlt den Viverriden ebenso wie den Hyänen oder gar den arctoiden Carnivoren.

Daß hier bloße Krallenlosigkeit vorliegt, glaube ich nicht annehmen zu müssen, da dieselbe bloß bei aquatischen Formen einzutreten pflegt (*Aonyx*, Pinnipedier).

Damit erhebt sich die Frage, von wem diese Fährte wohl herrührt. Wie schon erwähnt, sieht Abel darin die Fährte eines Amphicyoniden, Bachofen-Echt, der sich ebenfalls mit dieser Fährte beschäftigte, einen Machairodontiden, wohl auf Grund der Krallenlosigkeit. Fassen wir kurz die Merkmale zusammen, so sind dies:

1. Fünfzehigkeit,
2. weitgehende Digitigradie (Pfote),
3. Mesaxonie,
4. Größe,
5. schmale Zehenballen,
6. retraktile Krallen.

Schon die enorme Größe schließt Formen wie Musteliden und Viverriden aus. So bleiben, da Ursiden und Hyaeniden im unteren Miozän praktisch[2] noch nicht vorhanden waren, abgesehen von den Creodontiern, nur die Familien der Caniden und Feliden übrig. Von den Caniden erreichen Gattungen wie *Amphicyon* und *Dinocyon*

[1] Selbst eine umgekehrte Zählung der Zehenstrahlen beim Fossil ändert nichts an dieser Tatsache.

[2] *Ursavus elmensis* aus den Braunkohlen des Vogelsberges, ein fuchsgroßer Urside.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wohl ähnliche Dimensionen (*Amphicyon major, Dinocyon thenardi*), scheiden jedoch von vornherein aus, da sie, wenngleich fünfzehig, einerseits bestimmt keine retraktilen Krallen besaßen, andrerseits, wie Filhol (1883), Depéret und Rérolle (1885), Schlosser (1899), Helbing (1929) u. a. gezeigt haben, plantigrade Extremitäten aufweisen, die speziell bei den großen Arten weit mehr Bärenpranken als Hundepfoten ähnlich sehen.

Deutet also die Krallenlosigkeit auf einen Angehörigen der Feliden hin, so scheinen immerhin, abgesehen von den Dimensionen, Machairodontinae und Felinae wegen des mesaxonen Fußbaues nicht in Betracht zu kommen. Aber auch die Creodontier, von denen manche, wie Hyaenodontiden und Oxyaeniden, mesaxone Extremitäten besitzen, scheiden aus, da sie, soweit unsere derzeitige Kenntnis reicht, in Europa bereits vor dem Untermiozän ausgestorben sind[3].

Nun sind im Laufe der Jahre aus miozänen Ablagerungen Eurasiens eine Reihe von Skelettresten riesiger Carnivoren bekanntgeworden (Biedermann 1863, 1868, Pilgrim 1912, Schlosser 1902), deren Zugehörigkeit zu dem praktisch in Vergessenheit geratenen Genus *Hyaenaelurus* durch Helbing (1925) nachgewiesen werden konnte, das neuerdings als eigene Unterfamilie zu den Feliden gestellt wird (s. Pilgrim 1932, Colbert 1935, Simpson 1945 und Königswald 1948). Charakteristisch ist für diese Form, abgesehen von den enormen Dimensionen, ein felinoides Gebiß, welches in manchem an rezente Hyänen erinnert und eine ähnlich den Katzen verkürzte Schnauze, die den Gebrauch der Extremitäten zum Schlagen der Beute nahelegt.

Diese Gründe scheinen mir für eine Zugehörigkeit der Fährte zu dem Genus *Hyaenaelurus* zu sprechen. Eine endgültige Entscheidung muß allerdings vollständigeren Extremitätenfunden vorbehalten bleiben. Von dem einzigen bisher bekanntgewordenen Extremitätenrest, einem Astragalus aus Pontlevoy-Thenay, schreibt Helbing (1925, p. 242, 1925 [in Stehlin-Helbing], p. 65), daß die morphologischen Merkmale Caniden (Amphicyoniden) vollständig ausschließen und auf die Feliden hinweisen, aber auch mit diesen nicht völlig übereinstimmen.

Die Richtigkeit dieser Zuordnung vorausgesetzt, würde es eine weitere Bestätigung für die Zugehörigkeit von *Hyaenaelurus* zu den Feliden bedeuten.

[3] Wohl haben noch im Unterpliozän Indiens Creodontier, z. B. *Dissopsalis*, existiert (s. Colbert 1935).

Die Fährte einem Hyaenodonten zuzuschreiben, scheint mir aus folgenden Gründen unwahrscheinlich. Erstens besitzen die Hyaenodonten plumpe, gespaltene Krallenphalangen, die den Besitz von seitlich komprimierten und damit zum Zerreißen der Beute geeigneten Hornkrallen unwahrscheinlich erscheinen lassen. Ferner läßt die unverkürzte, relativ lange Schnauze vermuten, daß sie — wie bei den Caniden — als Fang gedient hat.

Zusammenfassung.

Als Ergebnis kann somit festgehalten werden, daß die angebliche *Anchitherium*fährte von Ipolytarnóc höchstwahrscheinlich von einem Cerviden herrührt, während die Raubtierspur von einem großen Carnivoren mit rückziehbaren Krallen stammt, der wohl in der Verwandtschaft der Felidengattung *Hyaenaelurus*, die aus gleichaltrigen und jüngeren Schichten Europas, Asiens und Afrikas bekanntgeworden ist, zu suchen ist.

Von einer gesonderten Bezeichnung der Fährten, wie sie in letzter Zeit üblich geworden ist, wurde aus leicht verständlichen Gründen abgesehen.

Literatur.

Abel, O., Das biologische Trägheitsgesetz. Biologia generalis **4**. Wien u. Leipzig 1928.
— Vorzeitliche Lebensspuren. Jena (Fischer) 1935.
Biedermann, W., Petrefakten aus der Umgegend von Winterthur, Heft **2**. Winterthur 1863.
— Petrefakten aus der Umgegend von Winterthur, Heft **3**. Winterthur 1868.
Böckh, J., Direktionsbericht. Jahresber. kgl. ungar. geol. Anstalt für 1900. Budapest 1900.
Colbert, E. H., Siwalik mammals in the American Museum of Natural History. Transact. Amer. Phil. Soc., N. S. **26**. Philadelphia 1935.
Depéret, Ch., u. Réralle, Note sur la géologie et sur les mammifères fossiles du Bassin lacustre Miocène supérieure de la Cerdagne. Bull. Soc. géol. France (3), **13**. Paris 1885.
Filhol, H., Note sur quelques mammifères de l'époque miocène. II. Observations rélatives du carnassier signalé par Jourdan sous le nom Dinocyon thenardi. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon **3**, 1883.
Flower, W. H., Einleitung in die Osteologie der Säugetiere. 3. Aufl. unter Mitwirkung von H. Gadow. Leipzig (Engelmann) 1888.
Helbing, H., Das Genus Hyaenaelurus. Eclogae geol. Helvet. **19**. 1925/26.
— Zur Osteologie von Amphicyon crassidens Pomel. Verhandl. natforsch. Ges. Basel **40**. 1929.
Königswald, R. v., Ein Hyaenaelurus aus dem Miozän Nordafrikas. Eclogae geol. Helvet. **40**, Nr. 2. Basel 1948.
Kovalevsky, W., Sur l'Anchitherium aurelianense Cuv. et sur l'histoire paléontologique des chevaux. Mém. Acad. Impér. des Sci. St. Pétersbourg (7), **20**. Nr. 5. 1873.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Lambrecht, K., Fossile Vögel des Borsoder Bükk-Gebirges. Aquila **19**. Budapest 1912.

Loczy, L. v., Führer durch das Museum der Kgl. Ungar. Geol. Anstalt. Populäre Schriften der kgl. ungar. geol. R.-Anstalt **1**. Budapest 1910.

Pilgrim, G. E., The vertebrate fauna of the Gaj series in the Bugti Hills and the Punjab. Paläontologia Indica, N. S. **4**, Nr. 2. Calkutta 1912.

—, The fossil Carnivora of India. Palaeont. Indica N. S. **18**. Calcutta 1932.

Romer. A. S., A Lower Miocene horse Anchitherium agatense (Osb.). American Journ. Sci. (5) **67**. 1926.

Schlosser, M., Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste aus den süddeutschen Bohnerzen. Geol. u. Paläont. Abhandl. **9**. Jena 1902.

Simpson, G. G., The principles of classification and a classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **85**. New York 1945.

Stehlin, H. G., Catalogue des ossements de Mammifères tertiaires de la collection Bourgeois à l'école de Pont-Levoy (Loir et Cher). Bull. Soc. Hist. nat. etc. Loir et Cher **18**. Blois 1925.

Wehrli, H., Anchitherium aurelianense Cuv. von Steinheim a. Albuch und seine Stellung im Rahmen der übrigen anchitherienen Pferde. Paläontographica, Suppl. Bd. **8**. Stuttgart 1938.